HERBSTOSAURUS PIGMAEUS (Coeluria, Compsognathidae) n. gen. n. sp. del Jurásico medio del Neuquén (Patagonia septentrional) Uno de los más pequeños dinosaurios conocidos

por *Rodolfo M. Casamiquela* (*)

Con la colaboración de RAFAEL HERBST (**)

ABSTRACT

Herbstosaurus pigmaeus (Coeluria, Compsognathidae) n. gen., n. sp., from the Middle Jurassic of Neuquén (Northern Patagonia). One of the smallest known Dinosaurs. Well preserved impressions and postcranial parts (sacro, pelvis, femora and other remains), partially in position, of a small reptilian skeleton, are studied. They are in a sandstone nodule, Middle Jurassic in age. The author includes a geologic report by Herbst, whom the new genus is dedicated. It is a very small theropod dinosaur of the Coeluria (Coelurosauria) group, characterized by the modest size of most of its members. *Herbstosaurus pigmaeus* results to be just some centimeters smaller than *Compsognathus longipes*, the smallest known dinosaur in the world, and was only 50 cm high, on the ground level. The new genus is also in the vicinity of *Compsognathus*, an european genus now included in the family Coeluridae by Romer (who joins the classic representatives of this with those of the Compsognathidae). This paper ends with the author's ideas on the walking attitude of these forms of small coelurosaurians, in the light of the occurrence of rich trackways of them in coetaneous beds of southern Patagonia, one of which, probably impressed by the same *Herbstosaurus* or a very near genus.

I — INTRODUCCION

Fue durante las Cuartas Jornadas Geológicas Argentinas, celebradas en Mendoza en 1969, que el Dr. Rafael Herbst, paleobotánico y geólogo con quien la paleontología de vertebrados tiene una abultada deuda de gratitud, me ofreció amablemente los presentes materiales para su estudio. A mi pedido, elaboró después algunos comentarios acerca de las condiciones geográficas y geológicas del hallazgo, incluidos en el presente trabajo.

(*) Centro de Investigaciones Científicas. Viedma. Río Negro.

(**) Cátedra de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste.

Absorbido por otro tipo de actividades, sólo pude dedicarme a aquél intensamente en el presente año de 1973, como parte de los temas incluidos en mi trabajo de tesis de Doctorado en la Facultad de Biología de la Universidad de Chile, Santiago. En pago de parte de la deuda aludida —generada en los muchos hallazgos de vertebrados fósiles realizados por Herbst—, dedico a él la nueva entidad a nivel genérico.

Mi agradecimiento se extiende al personal técnico del Laboratorio de Fotografía de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata y a los preparadores del Instituto Miguel Lillo de Tucumán, Martín Vince, y de aquella institución, Omar Molina.

II — ASPECTOS GEOLOGICOS (***)

"Durante el verano de 1969, la Cátedra de Paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste organizó un viaje para la recolección de materiales fósiles, principalmente plantas e invertebrados, con la finalidad de constituir una base de colección científica y didáctica.

"Durante nuestra estada en la zona del arroyo Picún Leufú (Neuquén) en los primeros días de febrero, tuve la suerte de encontrar los restos del dinosaurio que más adelante se describen (*vide* figura 1 y Lámina I).

"La zona era ya bastante conocida en la literatura geológica por lo que no pretendí levantar nuevos perfiles, ni tampoco mapas. Los datos que a continuación consigno han sido extraídos principalmente de la obra de Groeber, Stipanicic y Mingramm (1952), que a su vez constituyen una compilación de autores anteriores, más observaciones originales de aquéllos. El mapa que reproduzco (figura 1) es un sector, en escala mayor, de uno originalmente publicado por Herrero-Ducloux y Leanza (1943) y reproducido a su vez en Groeber *et al.* (*op. cit.*).

"En el ala sur del anticlinal de Picún Leufú, donde lo cruza la ruta nacional nº 40, aflora un espesor de unos 800 m de sedimentos que abarcan desde el Lias alto (Toarciano: niveles con *Posidonomya alpina* Grass) hasta el Calovence superior (niveles con reineckeidos). Por encima de esta sucesión, mediante discordancia, se encuentran niveles pertenecientes al Titoniano (Mendociano) de la Formación Vaca Muerta. Para una información detallada del perfil de la zona, remitimos al lector interesado al trabajo de Groeber *et al.* (*op. cit.*, 162 *et seq.*).

"No conozco con exactitud el nivel original del fósil, que fue hallado suelto, pero por la posición topográfica (en la parte alta de una lomita) y el carácter litológico de la muestra que contiene los restos, es imposible que proceda de otro sitio, es decir que se trate de un bloque arrastrado o rodado. A pocos metros del lugar del hallazgo existe un horizonte de arenisca arcósica sumamente parecido a la del bloque fosilífero, por lo cual estoy completamente convencido que proviene de él.

"Los sedimentos de esta lomita están ubicados, estratigráficamente, a pocos metros por debajo de un nivel calcáreo que porta una enorme cantidad de restos de (*fide* Stipanicic y Mingramm): *Reineckeia leufensis* (Weaver) Leanza, *Kellawayisites patagoniensis* (Weaver), *Kellawayisites campsi* Stip. & Mingr.

(***) Informe textual del Dr. Rafael Herbst.

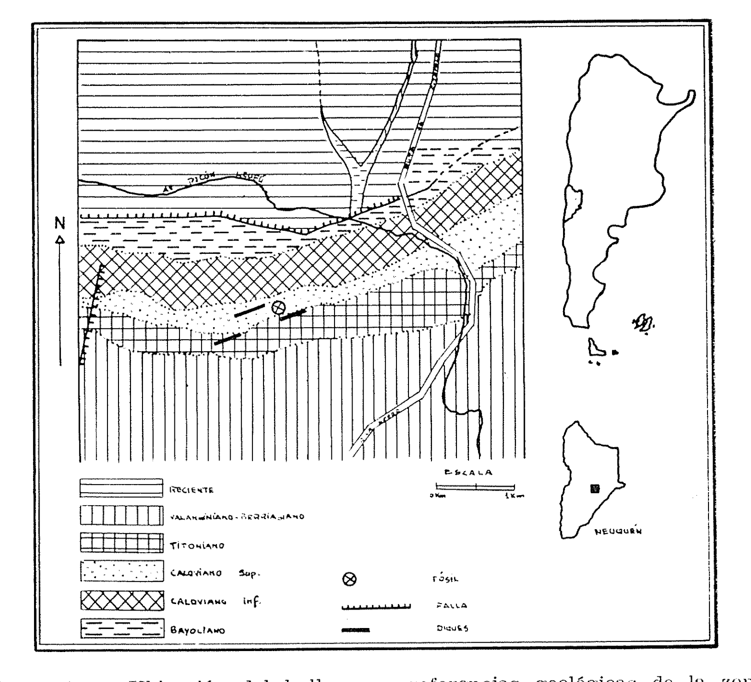


Figura 1. — Ubicación del hallazgo y referencias geológicas de la zona.

"*K. patagoniensis* había sido incluido por Leanza en el género *Reineckeia*. El espesor forma parte de la Formación Lotena (original de Weaver), que fue atribuida últimamente por Stipanicic y Mingramm al Caloviano superior en base a las *Reineckeia* citadas, especialmente *R. leufensis* (Weaver) Leanza, que según estos autores está '...unido por formas intermedias a *R. groeberi* Leanza, del Calovense del faldeo oriental de la Sierra de Reyes'. En esa localidad esta forma '...yace en calcáreos gris claros superpuestos a areniscas verdosas claras con *Macrocephalites macrocephalus* y debe ser referida a la zona de *anceps* (Calovense superior) y con ella a los Reineckeidos de Picún Leufú' (*op. cit.*, 165). Los autores aluden a *Reineckeia anceps*. Estos son, entonces, los argumentos que se pueden esgrimir para decidir la edad de los sedimentos o niveles portadores del dinosaurio.

"Podría agregar dos palabras sobre la facies. El espesor *4-5* del perfil de Groeber *et al.* (*op. cit.*, 163) está descripto como una sucesión de conglomerados polimícticos arcósicos, subangulares y subredondeados, con arcosas de varios colores, y arcillas pardo-rojizas, que serún aquellos autores denotarían un '. . .ambiente transicional litoral-fluviátil'. En rigor nada se opone a esta interpretación". Hasta aquí Herbst.

La alternativa —débil a la luz de lo transcripto— sería la de una procedencia de capas más altas, es decir en tal caso directamente *titonienses*. Ella no es descartable si se toman en cuenta los siguientes argumentos: (1) Como se dirá *infra*, la presencia en el bloque rodado de una amonita!, la que por lo pronto excluye el ámbito continental inferido; antes bien, asigna al pequeño dinosaurio en estudio extracción ambigua, eventualmente insular. (2) Aunque el fósil dicho es poco elocuente, no parece recordar a primera vista (*fide* Riccardi, *teste*) a formas de *Reineckeia*, dominante en la Formación Lotena (*). (3) Las dos especies afines a *Herbstosaurus*, ambas europeas —y marinas!— son neojurásicas.

III — ANALISIS DEL MATERIAL

1. *Revista del material* (CTES-PZ 1711) (**)

Consta de impresiones e incrustaciones, bastante bien conservadas, de la región pelviana y fémures de un pequeño individuo, del tamaño de una gallina, apreciables en la superficie de un rodado de arenisca arcósica, con muestras de avanzada intemperización. El descubridor no tuvo la fortuna, pese a una cuidadosa búsqueda complementaria, de hallar otras porciones de la pieza.

El censo de elementos rescatados es el siguiente (*vide* lámina 1); (1) impresión dorsal del sacro, incompleta, con parte del relleno del tubo neural; (2) impresión externa de íleon derecho, con mínimos remanentes de hueso, incompleto, aplastado; (3) impresión externa del isquión derecho, con mínimos remanentes de hueso, incompleto aplastado, desplazado; (4) impresión, incrustación y relleno silicificado (cuarzo) parciales del fémur derecho, completo y articulado; (5) impresión del fémur izquierdo, incompleto, desplazado; (6) impresión de dos ínfimas porciones de huesos largos, inidentificables; (7) impresión de una presunta falange; (8) numerosas incrustaciones de placas de una coraza, aparentemente córneas.

(*) Posteriormente me comunica que se trata de un Perisphinctaceae indet., de edad meso a neo-jurásica. Agradezco especialmente su gentileza.

(**) Laboratorio de Paleozoología, Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Univ. Nacional del Nordeste, Corrientes.

2. *Descripción*

Si el análisis de la posición de los elementos en estudio es correcto, el sacro estaba constituido por cinco vértebras —por lo menos—, de centros coalescentes o soldados entre sí, y apófisis laterales algo dirigidas hacia atrás próximamente y ensanchadas distalmente en su línea de contacto con el íleon respectivo (observable el lado derecho del animal). Las apófisis laterales muestran así un aspecto *espatuliforme,* y se imbrican en sentido caudal; en otras palabras, la primera es montada por la segunda y así sucesivamente. Sin embargo la última (conservada) hace excepción, quizá por corrimiento *post-mortem,* y así aparece montada por la penúltima. El ancho de las apófisis parece decrecer de adelante hacia atrás. El molde de goma permite apreciar el engranaje neto de las postzigapófisis de la primera sacra, ubicadas muy cercanas entre sí, sobre sus carillas articulares de la segunda.

Tornando a los centros, menciono que se conserva parte del relleno del canal neural, cilindroide, irregular, y en un plano más profundo (para el observador), una hendidura —aparentemente continua— correspondiente a la parte proximal de las espinas neurales. Su parte distal no es accesible a la observación, y de este modo es imposible constatar si era expandida, en relación presunta con el caparazón dérmico (*cf.* Huene, 1901).

La articulación de las apófisis laterales es —en mi opinión— artificial en el fósil, ya que el íleon aparece echado sobre su cara interna, o en otras palabras, exponiendo su cara externa al observador (la impresión de ésta). A esta interpretación podría oponerse una observación que agradezco a José Bonaparte, y que significa interpretar al íleon como *in situ*: se trata de la aparente presencia, en el borde interno del hueso (o impresión conservada) de depresiones curvas destinadas a recibir la extremidad expandida, convexa de las apófisis sacras. En mi opinión tales depresiones están ocasionadas simplemente por la presión (posterior) de ellas sobre el íleon, y por ende son artificiales. De ser reales, el contacto con este hueso se daría de manera anormal, sobre su borde superior y no contra su cara interna.

Entiendo —para extremar las precauciones— que no son las anteriores interpretaciones las únicas posibles. Algunos elementos, como la presencia de agujeros nutricios que a primera vista parecerían internos, y la forma inferible para la cavidad acetabuiar, que parece ensancharse hacia la parte inaccesible del hueso, como si se estuviera apreciando en vista interna y no externa, podrían hablar de una inversión del hueso: dicho de otro modo, de que nos estuviera mostrando en realidad su cara interna. Esta situación podría —en tal hipotético caso— explicarse de dos maneras: (1) la menos probable, que el íleon conservado no fuera el derecho sino el izquierdo, muy desplazado; (2) que fuera el derecho pero estuviera invertido, es decir que su parte aparentemente anterior fuera posterior y viceversa.

La coincidencia general de la posición del hueso con la línea de los extremos distales de las apófisis sacras, por un lado, y la del fémur articulado, por

el otro, me hacen suscribir —por ahora— la primera interpretación de las tres posibles, más conservadora.

Si ella es correcta, el íleon está conservado echado —como dije— y expone su cara externa. De este modo, se aprecian suficientemente los bordes superior e inferior de la porción preacetabular, notablemente alargada y angosta. Presenta un pedúnculo (para el pubis) que impresiona como débil, casi angular, a modo de corta punta. En cambio el pedúnculo postacetabular (para el isquión) es neto, algo expandido distalmente, y de borde inferior diagonal (elevándose hacia arriba y atrás); falta el resto del hueso, o sea su porción caudal. El largo —y con reserva el ancho— del hueso han sido inferidos en la reconstrucción de la figura 2. Las partes conservadas miden: largo (medido) del íleon, 57 mm; largo (medido) de la región preacetabular, 41 mm; ídem de la región postacetabular, 9 mm; ancho distal (medido) 9 mm; largo del pedúnculo isquiático, 5 mm; largo (medido) del sacro, 38 mm.

La impresión de un hueso escutiforme (parcialmente sobrepuesta a aquella del íleon), conformada por un estilo, proximal en el fósil, y una porción distal desplegada, aliforme, se interpreta como dejada por la cara externa del isquión derecho. La pieza está desplazada con respecto a su posición anatómica normal, y de este modo el estilo fue obviamente distal y viceversa. Dicho estilo se expande distalmente de manera discreta y su borde distal es romo. La parte proximal, aliforme, es asimétrica y está incompleta. Así, reconstruyo la pieza de perfil en la figura 2. (Resulta, como se ve, muy parecida al isquión de *Compsognathus* — aunque cabe señalar su semejanza aparente con el prepubis de ciertos pterosaurios). El isquión no puede medirse completo, pero se infiere para él un largo total de 48 mm sobre un largo medido de 42 mm, y para el estilo un largo total de 21 mm; la expansión distal sólo alcanza a 3 mm de ancho; el ancho inferido del borde proximal del hueso, achatado, es de 27 mm.

No son advertibles otros elementos pertenecientes a la cadera.

Como dije *supra*, el fémur derecho se conserva a través de su impresión y de porciones de hueso. Este constituía apenas una película, de menos de 1 mm de espesor, que delimitaba un hueco medular absoluto, en el fósil relleno con cuarzo, parcialmente conservado. La cabeza, neta, subtriangular en sección, está en posición en el acetábulo, y se une por un cuello fuerte al cuerpo del hueso, a través de un codo muy pronunciado (más que en por lo menos la gran mayoría de los pterosaurios). Esta morfología revela que el fémur funcionaba en la marcha de manera ortodoxamente parasagital (*cf.* Vialleton, 1924). El gran trocánter es neto y determina una cara sesgada en la porción súpero-externa de la diáfisis. El resto del hueso ha sido seguramente muy deformado por presión, ya que pese a aparentar una curva natural, su porción distal termina en una epífisis orientada lateralmente; dicho de otro modo, la parte proximal del hueso se aprecia en vista anterior y la distal en vista cuasi lateral. La impresión del fémur izquierdo sólo contribuye a informar sobre la morfología del cóndilo exterior de la articulación tibial, de modelo común. Cabe señalar que los restos conservados son suficientemente elocuentes como para

que se descarte de plano la presencia de un cuarto trocánter; una búsqueda especial mediante torno resultó estéril. El largo máximo del fémur es de 95 mm; el ancho máximo proximal es de 12 mm.

Una pequeña impresión de un hueso fino y largo, muy incompleto, situada por fuera de la correspondiente al fémur izquierdo, cerca de su porción proximal, autoriza a pensar en un metápodo. Ha de haber medido por lo menos 10 mm. Quizá correspondiera a otro un fragmento de hueso, enterrado profundamente en el sedimento (y que apareció al ser excavado con el torno) a la derecha del fémur de ese lado; no es identificable.

En las cercanías de aquél yace la impresión de una falange, robusta, de modelo convencional, con un largo de 9 mm. Es difícil decir si los dos elementos aparentemente identificados pertenecen al pie o a la mano; por su posición en el fósil voy a aceptar tentativamente que pertenezcan a ésta.

Resta la descripción, sucinta, de estructuras de un interés muy diferente: me refiero a la presencia de una serie de placas dérmicas, correspondientes a escudos, en distintos sectores de la muestra; entre los restos de la pelvis, a su derecha e izquierda, en niveles inferiores de la roca portadora (asomando en los bordes) y hasta en el dorso de la laja, que tiene un espesor de 50 mm. Un censo simple arroja una cifra cercana a la cincuentena de estas placas, lo que revela que *Herbstosaurus* era un animal definible como acorazado. Yo las describiría como subcirculares a suboblongas (sin excluir formas poligonales, aunque no son aparentes), externamente granulosas y de superficie suavemente convexa, e internamente cóncavas y con presencia de una finísima estriación concéntrica (como escamas cicloides) que las equipara, a primera vista, a impresiones digitales humanas. Las mayores alcanzan diámetros de 5 mm. En general se presentan brillantes y muy bien conservadas, y como al rasparlas se tarse de elementos córneos — idea ya avanzada por Huene (1901) para *Com-* esfuman sin saltaduras, propias de las escamas óseas, pienso que puede tra- *psognathus longipes*. Es difícil o imposible decir si pertenecen a escudos dorsales o ventrales, o aun a corazas locales apendiculares, o si de la destrucción de un solo escudo o de varios menores.

3. *Afinidades*

La combinación de tres o cuatro caracteres fundamentales ubica rápidamente a *Herbstosaurus* entre los dinosaurios o, hablando con más propiedad, entre los Saurischa u Ornithischia: sacro de cinco vértebras (o más), íleon muy largo, forma del isquión, fémur de disposición parasagital y hueco, son suficientes para excluir a pterosaurios, cocodrilos, lacertiformes en general y aun mamíferos, de la confrontación. Lo mismo vale para las aves: *Archaeopteryx* muestra isquión muy diferente y, aparentemente, huesos macizos (cf. Piveteau, 1955, V, pp. 1017 y 1024).

Entre dichos órdenes restantes, en cambio, la elección es más difícil. Por cierto que a primera vista, a través de la morfología femoral (sin cuarto tro-

cánter, presente en cambio en los *Hypsilophodontidae,* por ejemplo) y, esencialmente, aquella del íleon, la ubicación entre los pequeños saurisquios, es decir terópodos coelurosaurios (coelurios), se hace de modo natural. Pero sin embargo enfriaba mi ánimo la existencia de un caparazón dérmico, presente casualmente en *Hypsilophodon,* como es sabido (Hulke, 1882) y aun por lo menos un género de carnosaurios: *Ceratosaurus* (Gilmore, 1920; pero aparentemente no entre los coelurosaurios. Pues no aparece mencionado en ninguno de los tratados generales, incluida la documentada "Osteología" de Romer; ni siquiera en la definición de Huene en su tratado de 1956... pese a haber sido él descubridor de la presencia de placas dérmicas ricamente representadas en el tipo de *Compsognathus!* Fue el hallazgo casual de la comunicación de Huene (1901) lo que puso todas las cosas en su sitio y decidió la ubicación de *Herbstosaurus* entre los Coeluria (Coelurosauria). De un modo u otro, cabe preguntarse por qué se omitió un rasgo tan importante de la anatomía de estos animales en todos los trabajos posteriores, generales o particulares, sobre los coelurosaurios. La información sigue a veces extraños caminos y esta experiencia muestra que es imposible descuidar las fuentes.

Prosigo el análisis dentro del grupo aludido.

Lapparent y Lavocat (1955) consideran, en el tratado de Piveteau, a los coelurosaurios con la categoría de una superfamilia de los Theropoda. En su concepción, comprende las familias Podokesauridae, Compsognathidae, Segisauridae, Coeluridae y Ornithomimidae, a las que caracterizan sintéticamente.

Huene (1956) jerarquiza al grupo al nivel de suborden (Coelurosauria), y reconoce las familias Ammosauridae, Halticosauridae, Procomsognathidae, Hallopodidae, Halticosauridae, Podokesauridae, Coeluridae, Ceratosauridae, Compsognathidae y Ornithomimidae.

Si de todas estas clasificaciones se excluye a los Hallopodidae, desde que se ha demostrado que *Hallopus* es un cocodrilo (Walker, 1970), las notas comentables son las siguientes: (1) la individualidad de un grupo de formas, ubicadas en un mismo conjunto, con rango que oscila entre aquel de suborden y aquel de superfamilia, problema subjetivo en el fondo sin mayor importancia; tal vez por eso mismo conviene inclinarse por la situación intermedia, es decir, la de una jerarquía infraordinal. (2) La ubicación en el conjunto, por algunos autores, de ciertos géneros que otros consideran de mayores afinidades carnosaurianas (los *Ceratosauridae*). (3) La reducción, por Romer, de los Compsognathidae a los Coeluridae. Hay otras diferencias, desde luego, a las que no voy a referirme aquí.

Con respecto a (2), Gilmore ha comentado que la distinción de una familia Ceratosauridae hecha por Marsh (1884) no tuvo general aceptación debido a lo inadecuado de su definición original, que sólo incluía "cuerno en el cráneo, vértebras cervicales plano-cóncavas, vértebras restantes bicóncavas, pubis delgados, huesos pelvianos coosificados, placas dérmicas óseas, astrágalo con proceso ascendente". Gilmore argumenta que tales caracteres pueden aplicarse a casi cualquier terápodo, pero en cambio hace hincapié en que prácticamente

todos los investigadores aceptaron la validez del género *Ceratosaurus.* El personalmente da este valor, genérico y no familiar, a la presencia de escudos dérmicos y utiliza el rasgo en una redefinición del género. Personalmente, entiendo que esto es correcto (piénsese, por ejemplo, en las lagartijas o los cocodrilos), pero dejo señalado, sin embargo, el interés de su presencia —relictual, es decir primitiva, seguramente, en *Ceratosaurus,* compartida por *Herbstosaurus.* Gilmore hace precisamente hincapié en la primitividad de aquel género (aunque no se refiere a las corazas en ese contexto) para afirmar que, en su opinión, es "el más conservativo terópodo conocido después del Triásico" (*op. cit.,* 76).

Huene (*op. cit.,* 481) aporta varios argumentos para separar los *Ceratosauridae* de los Carnosauria e incluirlos (como familia) en los Coelurosauria (Coeluria), entre los cuales casualmente el de la coosificación de ciertos elementos pelvianos, como sucede en *Ornithomimus.* Dicho autor integra la familia con los géneros *Proceratosaurus, Ceratosaurus* y *Labrosaurus.*

Mi intención al señalar todo esto no es establecer una confrontación de *Herbstosaurus* con los representantes de la familia Ceratosauridae, así integrada, ya que las afinidades advertibles no pasan de la común posesión de corazas dérmicas. Simplemente quiero aprovechar para señalar la presencia de dicho carácter en dos formas de coelurosaurios (es decir *Compsognathus* y *Herbstosaurus*) va a reforzar, desde otro ángulo, la asignación de la familia Ceratosauridae, o por lo menos del género epónimo, a los Coeluria. *Infra* haré otras consideraciones al respecto.

El punto (3) consignado *supra* merece consideraciones de otra clase, ya que en el elenco de formas involucradas en la categoría en juego sí encuentra *Herbstosaurus* sus verdaderas afinidades. He dicho que Romer amplía la familia Coeluridae para incluir a géneros de otras familias tradicionales, como es precisamente el caso de *Compsognathus.* De los numerosos géneros que, de este modo, pasan a integrarla, he de limitarme a comparar a *Herbstosaurus* con *Coelurus* (= *Ornitholestes*) y *Compsognathus,* ya que los restantes están fundados en general sobre restos fragmentarios o no representados en la porción conservada del individuo en estudio.

Con el primero comparte *Herbstosaurus* ciertos rasgos generales, un "aire de familia" —la forma del íleon, por ejemplo—, pero las semejanzas se esfuman cuando se piensa que este pequeño terópodo norteamericano tiene sólo cuatro vértebras en el sacro y un isquión de gran desarrollo, más largo que el íleon (*cf.* Osborn, 1903).

En cambio, las semejanzas con *Compsognathus* son muyo mayores. El género patagónico comparte con el europeo el número de vértebras sacras, y la forma del isquión, amén de la presencia de escudos dérmicos. Fundamento, no obstante, su separación genérica en los siguientes elementos, de dos categorías: (1) *Positivos* y *objetivos,* limitados a la forma del íleon y su relación de tamaño con el isquión, más corto relativamente en *Herbstosaurus* (*cf. Huene,* 1901, 1925; Orlov, 1964 *fide* Kuhn, 1968). (2) *Negativos* y *subjetivos*: el desconoci-

miento en la forma patagónica de elementos esenciales para la comparación, aparentes diferencias cronológicas importantes (Jurásico medio y superior respectivamente) y aspectos geográficos (Patagonia y Europa, respectivamente), argumentos todos que invitan a la prudencia.

Fuera de los Coeluridae, *sensu* Romer, es necesario comparar con *Segisaurus*, neotriásico o eojurásico, en especial por su pequeño tamaño. De acuerdo con las confrontaciones a nivel bibliográfico, parece que el género europeo comparte con el patagónico algún rasgo, como tal vez la forma del isquión; el número de vértebras sacras no se conoce bien, como así tampoco la forma exacta del íleon. Voy a separarlo, no obstante, de *Herbstosaurus*, sobre la base de un carácter fundamental: no hay indicios de que el fémur fuera hueco.

Otra reducción de Romer es la inclusión de formas de otras familias clásicas como los Podokesauridae, en la familia Procompsognathidae. De los géneros incluidos en ella por el autor dicho, un rápido vistazo descarta a *Saltopus*, por la posesión de un sacro tetravertebral; a *Procompsognathus*, por la forma y proporciones del íleon y la presencia de un cuarto trocánter en el fémur; a *Podokesaurus*, por este mismo rasgo; a *Triassolestes*, en fin, por los caracteres primitivos *sui generis* que han llevado a Bonaparte a crear para él (1970) la familia Triassolestidae; a las restantes formas por la imposibilidad de una comparación a través de los elementos preservados.

Restan los Ornithomimidae, de los cuales igualmente la mayoría no son comparables de acuerdo con los materiales conocidos o sobre los cuales fueron fundados. *Ornithomimus* mismo se separa por la particular osificación de los huesos pelvianos, rasgo que parcialmente comparte *Struthiomimus;* la forma del isquión y la posesión de un cuarto trocánter en el fémur descantan nuevamente a este género, como así a *Betasuchus*.

Para nada me he referido a consideraciones de talla, que en general descartarían directamente a la mayoría de las formas revistadas, ni tampoco a la presencia de escudos dérmicos por parte de *Herbstosaurus*. Entiendo que lo dicho es suficiente, sobre la base de la información disponible —que está lejos de ser completa— para acercar al nuevo género patagónico a las vecindades de *Compsognathus*.

Corresponde acto seguido dar una diagnosis, siquiera provisional, de *Herbstosaurus*, sindicado como un miembro de la familia Compsognathidae o —aceptando el criterio reduccionista de Romer—, como un miembro de la familia Coeluridae, vecino en cualquier caso de *Compsognathus*. De este modo, formalmente:

Clase Reptilia

Orden Saurischia Seeley 1888

Suborden Theropoda Marsh 1881

Infraorden Coeluria Marsh 1881

Familia Coeluridae Marsh 1881 (*emend.* Romer 1966) (1)

Herbstosaurus gen. n.

Diagnosis: Coeluria muy afín a *Compsognathus*, del que se separa —según lo conocido— por la morfología del íleon, muy largo, y su relación de tamaño con el isquión, relativamente más corto.

Generotipo: *Herbstosaurus pigmaeus* n. sp. (2)

Diagnosis: Tamaño muy pequeño, apenas mayor que aquel de *Compsognathus longipes*. Restantes caracteres, los mismos del género.

Horizonte y edad: *Vide* Aspectos geológicos y figura 1.

V — RECONSTRUCCION

No voy a tentar la reconstrucción total de *Herbstosaurus pigmaeus*, pero es posible hacer consideraciones complementarias a la luz de la información icnológica de que disponemos para la Patagonia (*cf.* Casamiquela, 1964).

En cuanto a la parte reconstruida de la cadera y el estilopodio, deben tenerse en cuenta las siguientes observaciones: (1) El animal se ha impreso dorsalmente, de modo que es necesario restituir su posición en vista lateral apelando a la imaginación pura; (2) de este modo, es imaginario (y por eso conservador) el dibujo del borde superior y de las *pars post* y *praecetabularis;* (3) de este modo son imaginarias la forma del isquión y su disposición, por presentarse muy aplastado y desconocerse las facetas articulares proximales; (4) es imaginaria la restitución del fémur, cuya curvatura y posición en el fósil son diferentes; (5) es imposible reconstruir, obviamente, el pubis; (6) para la orientación general de los huesos he tomado como modelo a *Compsognathus longipes* (*vide* figura 2).

Si acepto tentativamente su afinidad con *Herbstosaurus pigmaeus*, es legítimo inferir el largo del resto del miembro anterior a través de las relaciones de tamaño de los distintos segmentos entre sí. El largo de la tibia en la especie europea es de 85 mm, lo que da para ese hueso en la especie patagónica un largo de 109 mm; el largo del metatarsiano III es en aquélla de 55 mm y por ende en ésta alcanzaría prácticamente a los 70 mm; el pie ha de haber sido subigual en largo, algo más corto (unos 60 mm). En cuanto al miembro anterior, el húmero es la mitad del fémur en *Compsognathus longipes*, de donde en

---

(1) Reemplaza a Coelurosauridae Cope 1882 *et auctorum*, más Compsognathidae Huxley 1870.

(2) El nombre genérico dado en homenaje al descubridor de los restos, Dr. Rafael Herbst. El específico alude obviamente al tamaño diminuto de la especie.

Herbstosaurus pigmaeus habría alcanzado a los 47-48 mm. La mano es tan larga como el húmero, o mayor, es decir unos 48 mm. Si esto es correcto, un metacarpiano, por ejemplo, el central, ha de haber medido poco menos de la tercera parte: unos 15 mm. Como la impresión falangiforme señalada en el fósil en estudio mide sólo 8 mm, resultaría pues corresponder realmente a una falange indeterminada, pero que hablaría de la robustez de la mano. *Herbstosaurus* ha de haber tenido, así, mano fuerte y libre, a la manera de *Compsognathus, Ornitholestes,* etcétera.

Alzado, el miembro posterior de *Herbstosaurus* ha de haber medido estirado poco menos de 300 mm (al *acetabulum*), lo que da para la altura del techo del cráneo sobre el suelo (cota) —siempre sobre la base de la reconstrucción de *Compsognathus*— unos 500 mm. El largo total, desde la punta del hocico a la punta de la cola, debió ser de aproximadamente un metro! (Estimo el de *Compsognathus longipes* en unos 80 cm.

Ampliando ahora el tema, quiero aludir a las icnoformas coetáneas (del sur de la Patagonia; Casamiquela, 1964), que he descripto bajo los nombres de *Wildeichnus, Sarmientichnus* y *Delatorrichnus,* y atribuido, con reservas, a coelurosauróideos. Queda establecido de manera natural —desde la existencia de *Herbstosaurus*— que dichas reservas han de ser eliminadas y que se trata de verdaderos Coeluria.

Por sus características, *Herbstosaurus* ha de compararse con *Wildeichnus,* bípedo estricto que dejaba pisadas tridígitas, con un espolón posterior en las impresiones profundas, en las que el largo del dedo medio oscila entre 40 y 50 mm, por lo cual —ya que no apoyaría completo— coincide casi exactamente con el tamaño inferido para el autopodio de *Herbstosaurus.* Creo que en realidad queda poca duda en atribuir dichas pisadas a una especie de este género — o de otro estrictamente afín (*vide* lámina II).

Ya que menciono este problema de la diferencia morfológica de las pisadas en relación con la profundidad de su implantación (tema ya considerado por Heyler y Lessertisseur, 1963), quiero aprovechar para señalar con mayor detenimiento (*cf.* Casamiquela, 1970, 881 nota), que la pisada aislada nº MLP 60-X-31-12) ilustrada en mi trabajo de 1964 (p. 210, figura 5), tridígita, corresponde a *Sarmientichnus scagliai,* definido como funcionalmente monodáctilo; es evidente que los dedos laterales eran mucho más elevados que el central. El largo impreso del dígito III es de 130 mm (*vide* lámina II).

Con estos dos animales es evidente que estamos, cómodos, entre "coelurosaurios" típicos, de gran especialización autopodial (pies para la marcha y manos tal vez para la prehensión). Pero, como veremos acto seguido, no es posible decir lo propio de *Delatorrichnus goyenechei,* esta vez sí, sin lugar a dudas, el dinosaurio más pequeño de los conocidos hasta el presente en el mundo.

Este pequeñísimo animal dejaba pisadas tridáctilas en el escenario patagónico del mesojurásico, en las que el dedo medio del pie dejaba una marca de 31 mm! Y digo del *pie,* porque *Delatorrichnus* presentaba la curiosa característica de ser funcionalmente cuadrúpedo...! La marca de la mano —siempre presente— es bastante más corta: 22 mm.

En la diagnosis di a la impresión de la mano como monodáctila, pero tuve después ocasión de corregir un error que surge del estrecho adosamiento de las impresiones de los tres cortos dígitos que, a la manera del pie, y apenas por adentro de las impresiones de éste, apoyaba *Delatorrichnus* para caminar de manera normal.

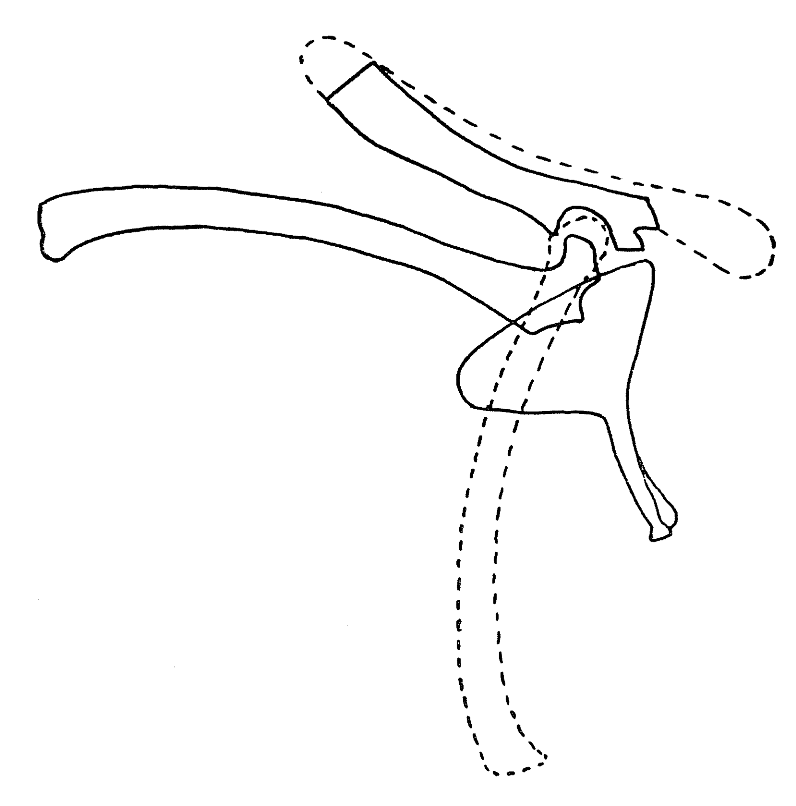


Figura 2. — Reconstrucción parcial de las porciones conservadas de *Herbstosaurus pigmaeus* (X 1). En línea entera. las impresiones y restos de hueso según aparecen; en línea quebrada, su reconstrucción esquemática y/o ubicación ideal en el animal vivo. No se ha reconstruido la región de articulación del isquión con el íleon (Vista izquierda).

La primera conclusión es que este animal carecía del alargamiento y especialización de la mano a que acabo de aludir y por ende se hace *sui generis* dentro de las pequeñas formas de coelusosaurios. He tenido ocasión de ocuparme del asunto en 1966; en un trabajo especial volveré sobre su significación, con enfoque más clasificatorio o taxonómico que filogenético esta vez.

VI — CONSIDERACIONES COMPLEMENTARIAS

El grueso de lo antedicho fue escrito sin el conocimiento de dos documentos fundamentales: en cuanto al fósil, el descubrimiento, al proceder a tareas complementarias de limpieza, de la impresión de una amonita, lo que señalaba para su extracción ambiente casi seguramente marino. En materia de referencias, la adquisición del trabajo de Bidar *et al.*

La gran novedad de esta publicación es, a no dudar, la extensión de dicha extracción presuntamente marina a las dos formas europeas afines con *Herbstosaurus,* ubicadas como dos especies del mismo género: *Compsognathus.* El nombre específico de la segunda, procedente de capas portlandienses del Mediodía de Francia, alude expresamente a dicho origen: *C. corallestris.*

Los autores, piensan, en efecto, que el pequeño reptil estudiado pudo haber habitado en islas bajas, o arrecifes, coralinas cubiertas de vegetación y rodeadas por las aguas de un mar cálido.

Complementariamente —e interpretando como de origen orgánico a cierta impresión dudosa adosada a aquella de la mano (*op. cit.*, 15)— suponen que se habría desplazado a través de alguna forma de natación (*id.*, 33).

El primer comentario que se me ocurre es que la extracción marina franca si no descarta por lo menos debilita considerablemente la comparación con las icnoformas patagónicas hecha *supra.* El segundo, que de una forma u otra, se debilita del mismo modo el interés zoogeográfico del pequeño y extraño reptil en estudio.

El tercero —y con mucho el más trascendente— que bien pudo ser simplemente un volador... claro que en tal caso de una línea totalmente diferente de aquella de los pterosaurios: algo así como un dinosaurito volador! (A esta altura cabe replantearse, por cierto, la interpretación *aviana;* al fin y al cabo todo lo que he dicho *supra* ha sido descartar a *Archaeopteryx* de la comparación, pero sin duda dicho género estaba lejos de agotar las potencialidades morfológicas de las aves, o reptiles aviformes, de los tiempos jurásicos. Dejo abierto el tema para un estudio especial, a breve plazo.

BIBLIOGRAFIA

BIDAR, A., DEMAY, L. y THOMEL, G., 1972: *Compsognathus corallestris.* Nouvelle espèce de dinosaurien théropode du Portlandien de Canjuers (Sud - Est de la France). Ann. Mus. Hist. Nat. Nice, I, 1.

BONAPARTE, J., 1970: Annotated list of the South American Triassic tetrapods. Second Gondwana Symposium. Proc. and papers. Council for Scientific and Industrial Research, Scientia, Pretoria, S. Afr.

CASAMIQUELA, R. M., 1964: Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia. Bs. As.

CASAMIQUELA, R. M., 1966: Algunas consideraciones teóricas sobre los andares de los dinosaurios saurisquios. Implicaciones filogenéticas. Ameghiniana, Rev. Asoc. Pal. Arg., 4, 10.

CASAMIQUELA, R. M., 1970: Los vertebrados jurásicos de la Argentina y de Chile. Act. IV Congr. Latin. Zool. (1970), II.

GILMORE, CH. W., 1920: Osteology of the Carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus (Allosaurus)* and *Ceratosaurus.* Smith. Inst. Unit. St. Nat. Mus., Bull. 110.

GROEBER, P., STIPANICIC, P. N. y MINGRAMM, C. A., 1952: Mesozoico. *In* Geografía de la República Argentina. GAEA, II, 1ª parte. Bs. As.

HERRERO - DUCLOUX, A. y LEANZA, A. F., 1943: Sobre los ammonites de la "Lotena Formation" y su significación geológica. Notas Mus. La Plata, 8. Pal. 54.

HEYLER, D. y LESSERTISSEUR, J., 1963: Pistes de tétrapodes permiens dans la région de Lodève (Hérault). Mem. Mus. Nat. Hist. Nat. (Ne. Sér.), C. 11, 2. París.

HUENE, F., 1901: Kleine paleontologische Mittheilungen nº 3. Der vermuthliche Hautpanzer des *Compsognathus longipes* Wagn. N. Jahr. Min. Geol. Pal. 1901, Bd. I.

HUENE, F., 1925: Eine neue Rekonstruktion von *Compsognathus.* Centralbl. f. Min., Geol. Pal., B, 5.

HUENE, F., 1956: Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena.

HULKE, J. W., 1882: An attempt at a complete osteology of *Hypsilophodon foxii.* Phil. Trans. R. Soc., 173.

KUHN, O., 1966: Die Reptilien. System und Stammesgeschichte. München.

KUHN, O., 1968: Die deutschen Saurier. München.

LAPPARENT, A. F. DE y LAVOCAT, R., 1955, 1955. Dinosaurien. *In* Piveteau, J. Traité de Paléontologie, V. Paris.

OSBORN, H. F., 1903: *Ornitholestes hermanni,* a new Compsognathoid Dinosaur from the Upper Jurassic. Bull. Am. Mus., 19.

PIVETEAU, J., 1955: Oiseaux. *In* Piveteau, J. Traité de Paléontologie, V. Paris.

ROMER, A. S., 1956: Osteology of the Reptiles. Chicago.

ROMER, A. S., 1966: Vertebrate paleontology. Chicago.

VIALLETON, L., 1924: Membres et ceintures des Vertébrés tétrapodes. Critique morphologique du transformisme. Paris.

WALKER, A. D., 1970: A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. Phil. Trans. Roy. Soc. Lon., B, 257, 816.

DISCUSION

M. A. Uliana: ¿Cuál es la localidad de procedencia del material fosilífero?

R. Casamiquela: Picún Leufú, sur de Neuquén.

R. E. Laurent: ¿Hay evidencia de que *Herbstosaurus pigmeus* era una forma adulta?

R. Casamiquela: Sí, por la osificación completa del ejemplar.

Lámina I. — Porción de sacro, pelvis, fémures y otros elementos de *Herbstosaurus pigmaeus*. Tipo: nº CTES - PZ - 1711 (*vide* el texto). Ligeramente ampliado; fotografías con distinta luz.